

领春木的染色体数目及配子体的发育*

潘开玉 路安民 温洁

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

CHROMOSOME NUMBER AND DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTES IN *EUPTELEA* *PLEIOSPERMUM* (EUPTELEACEAE)

PAN KAI-YU LU AN-MING WEN JIE

(Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, and Herbarium, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract *Euptelea* Sieb. et Zucc. is a genus of 2 species, endemic to East Asia and disjunctly distributed in China and Japan. The present paper deals with cytology and embryology of the Chinese species *E. pleiospermum* Hook. f. et Thoms., providing materials for discussing the classificatory rank and relationships of the genus. This work reports the chromosome number, $n=14$ and $2n=28$ (Plate 1: 1, 2), for *E. pleiospermum*, which is consistent with that of the Japanese species, *E. ptyandra* Sieb. et Zucc., reported by Sugiure (1931) and Whitaker (1933).

This number is different from those of the related genera, i. e. $n=20$ or $2n=40$ in *Trochodendron* and $2n=48(46)$ in *Tetracentron* (Cronquist, 1981), and, therefore, the cytological evidence supports the treatment of the genus as a separate family by Smith (1945, 1946), Chrlotte and Bailey (1946), Cronquist (1981), Thorne (1983), Dahlgren (1983), Wang (1984).

The ovule of *E. pleiospermum* is anatropous, bitegminous and crassinucellate (Plate 1: 10), the characters which have been already reported by Davis (1966). In addition, the present work shows that in *E. pleiospermum* the tapetum is glandular, consisting of 2- or 4-nucleate tapetal cells; cytokinesis at meiosis of pollen mother cells is simultaneous; microspore tetrads are mainly tetrahedral; pollen grains are 2-celled (Plate 1: 4, 5, 6, 9), the third megaspore from the micropyle is functional and develops into the Polygonum type of embryo sac, and synergids are of a wide-openly dichotomous filiform apparatus (Plate 2: 14, 18; Fig. 1: 4, 6). These are the characters reported here for the first time. Due to the lack of embryological data for the related families, it is impossible to make a systematic comparison of embryology.

* 国家自然科学基金资助项目。

张泰利同志为墨线图复墨, 孟昭义同志冲印照片, 谨此致谢。

1989.6.24 收稿。

Key words *Euptelea pleiospermum*; chromosome number; microsporogenesis; megasporogenesis; Polygonum type

摘要 本文报道了领春木属的一个国产种 *Euptelea pleiospermum* Hook.f.et Thoms 的染色体数目, $n=14$, $2n=28$ 。描述了它的胚珠结构, 大小孢子的发育及胚囊的类型。

关键词 领春木; 染色体数目; 小孢子发生; 大孢子发生; 蓼型胚囊

领春木属 *Euptelea* Sieb.et Zucc. 为东亚特有属, 仅 2 种, 间断分布于我国和日本。它的系统位置一直为许多分类学者所关注, 争论的焦点有二: (1) 它的分类阶元是科还是目? (2) 它的亲缘类群是什么?

本文报道了国产领春木 *E. pleiospermum* Hook. f. Thoms. 的染色体数目、胚珠结构、大小孢子发生及胚囊的类型, 为讨论上述两个问题和它们在金缕梅亚纲中的系统位置提供细胞学和胚胎学方面的资料。

材 料 和 方 法

试验材料栽培于北京市和本所植物园内, 引自我国秦岭山区。

细胞学材料取生长旺盛的叶芽, 用 0.05% 的秋水仙水溶液预处理 2 小时后, 卡诺 I 固定液中固定 24 小时, 用 1:1 的浓盐酸和无水酒精混合液水解, 石炭酸品红染色, 观察细胞有丝分裂。花粉母细胞减数分裂时期的观察, 采取幼小的花芽, 用卡诺 II 固定液固定, 水解、染色等同叶芽的制片方法。胚胎学材料, 用 FAA 和纳瓦兴固定液固定并保存, 按常规石蜡切片技术制片, 切片厚度约 $10\mu\text{m}$, 用番红和固绿对染, 制成永久片。在光学显微镜下观察拍照和绘制投影图。

观 察 结 果

(一) **染色体** 叶芽有丝分裂中期观察到 28 条体细胞染色体, $2n=28$ (图版 1: 2); 花粉母细胞减数分裂后期 II 观察到 14 条染色体, $n=14$ (图版 1: 1), 这是该种染色体数目的首次报道。

(二) **小孢子发生** 花药与大多数被子植物一样, 具四个小孢子囊, 花药壁三层, 最外面一层表皮细胞排列整齐, 行垂周分裂, 径向伸长; 药室内壁只有一层扁而切向伸长的细胞; 中层由 1—2 层细胞组成, 细胞小、狭长、切向伸长 (图版 1: 3)。在横切面上绒毡层细胞扁平或近圆形, 具 2—4 核, 极少为单核, 紧靠近小孢子母细胞, 至小孢子从四分体分离, 都不向小孢子囊推进嵌入小孢子之间 (图版 1: 4, 6), 因此属腺质绒毡层; 小孢子母细胞呈多角形, 核和核仁都较大, 具很浓的细胞质 (图版 1: 4)。小孢子母细胞第一次减数分裂后, 两个子核出现在同一细胞中, 两子核之间未见胞壁形成, 胞质分裂是同时型 (图版 1: 5)。图版 1: 6 显示减数分裂 II 完成后, 四个小孢子为共同的胼胝质壁所包围, 小孢子之间有胼胝质分隔, 可见领春木四分体中四个小孢子排列成四面体形, 偶见交叉形和左右对称形。游离小孢子近长圆形, 细胞壁较厚, 具很浓的细胞质, 核仁较大, 偏向一侧, (图版 1: 7), 后来分裂成两个近相等的核仁 (图版 1: 8)。在同一花粉囊中, 我们观察到在同一花粉粒中, 边缘具有一个较小的、与萌发孔相对的瓶状的生殖细胞和一个营养细胞 (图版 1:

9), 可见领春木的花粉粒在受精以前属 2 细胞花粉。

(三) 胚珠结构 胚珠倒生, 具双层珠被, 外珠被由 3—4 层细胞组成, 内珠被由 2 层细胞组成, 在珠孔端分别增厚为 7 或 5 层细胞厚, 并完全包着珠心组织, 因此珠孔由内外珠被共同形成(图版 1: 10)。珠心组织发达, 卵圆形, 细胞排列紧密, 珠被绒毡层在成熟胚囊期还不明显。

(四) 大孢子发生及胚囊的类型: 领春木每心皮常具 2—3 颗胚珠(图版 2: 11), 很少为单胚珠, 通常仅 2(1)枚发育成种子。4 月 8 日的材料可见表皮下具一个体积大, 细胞质很浓, 细胞核大而明显的孢原细胞(图版 2: 12; 图 1: 1), 孢原细胞行平周分裂, 产生 2 个较

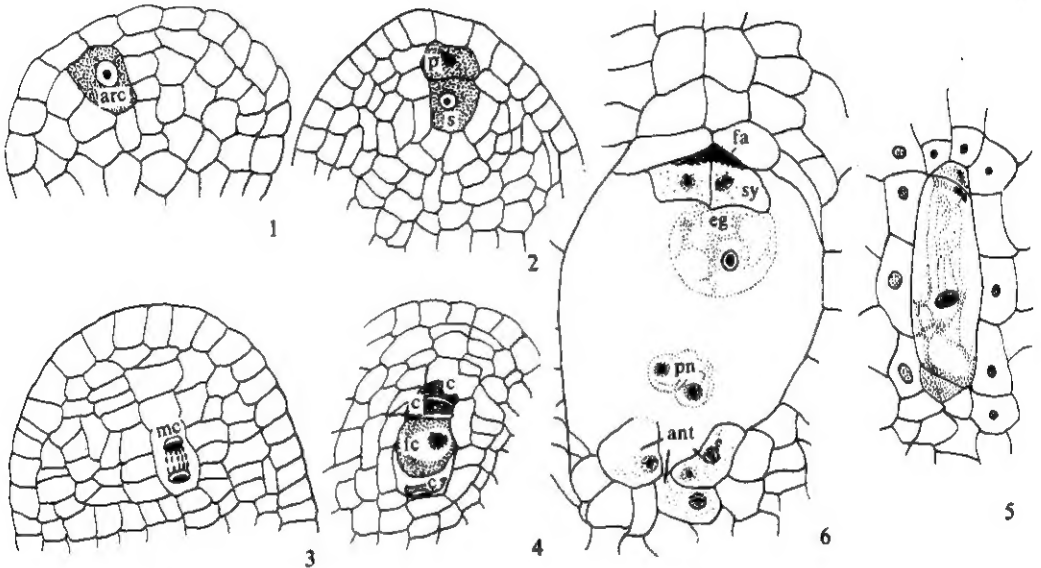


图 1 1—6. 领春木的胚珠纵切, 示大孢子发育及胚囊的类型 1. 孢原细胞(arc)阶段; 2. 初生周缘细胞(p)和初生造孢细胞(s); 3. 大孢子母细胞(mc)减数分裂 I 后期; 4. 大孢子(c)四分体, 示功能性大孢子(fc); 5. 胚囊 I 核期; 6. 单孢子型胚囊: 丝状器(fa), 助细胞(sy), 卵(eg), 反足细胞(ant), 极核(pn), (1, 2, 3, 5, 6, $\times 560$; 4, $\times 448$)

Fig. 1 1—6. Longitudinal section (LS) of ovule of *Euptelea pleiospermum* Hook. f. et Thoms., showing megasporogenesis and embryo sac type: 1. Archegonial cell(arc) stage; 2. Primary parietal cell (p) and primary sporogenous cell (s); 3. Telophase of meiosis I in megaspore mother cell (mc); 4. Megaspore (c) tetrad stage, showing the functional micropylar third megaspore (fc); 5. Uninucleate embryo sac; 6. Monosporic polygonum sac: filiform apparatus (fa), synergids (sy), egg (eg), polar nuclei (pn), antipodal cells (ant), two polar nuclei (pn), (1, 2, 3, 5, 6, $\times 560$; 4, $\times 448$)

大的细胞, 其中珠孔端的 1 个细胞扁而切向伸长, 是初生周缘细胞, 另 1 个细胞更大, 细胞核更显著, 径向伸长, 是初生造孢细胞(即大孢子母细胞)(图版 2: 13; 图 1: 2)。珠心表皮和靠近表皮下的珠心组织行平周分裂和垂周分裂, 将大孢子母细胞向珠心组织深处推进, 形成有 3 层细胞厚的周缘层, 这时大孢子母细胞已进入减数分裂 I 的末期, 细胞分裂的方向与珠心纵轴垂直(图版 2: 14; 图 1: 3), 可见孢原细胞不直接行大孢子母细胞的功能, 因此领春木属厚珠心胚珠。两次减数分裂后的四分体大孢子成一直线排列, 从图中可以看到(图版 2: 15 和图 1: 4), 珠孔端的两个大孢子和合点端的一个已渐渐消失, 珠孔端的第三个大孢子发育很好, 浓厚的细胞质被一个大的液泡挤压在细胞的边缘, 细胞核偏向一

侧,由它发育成功能性大孢子。图版 2:16 和图 1:5 中,可见 1 枚细胞质浓,核仁大而明显近长圆形的细胞,这便是功能性大孢子。5 月 15 日的材料中,胚囊的两极可观察到近于同样大小的核,很浓的细胞质聚集在核的周围,珠孔端还存在着已退化的大孢子的残迹,这时胚囊已进入 2 核期(图 2:1)。在同一天的另一个胚珠中,珠孔端和合点端的不同平面上,各具有 2 个同等大小的核,这是胚囊四核期(图 2:2)。

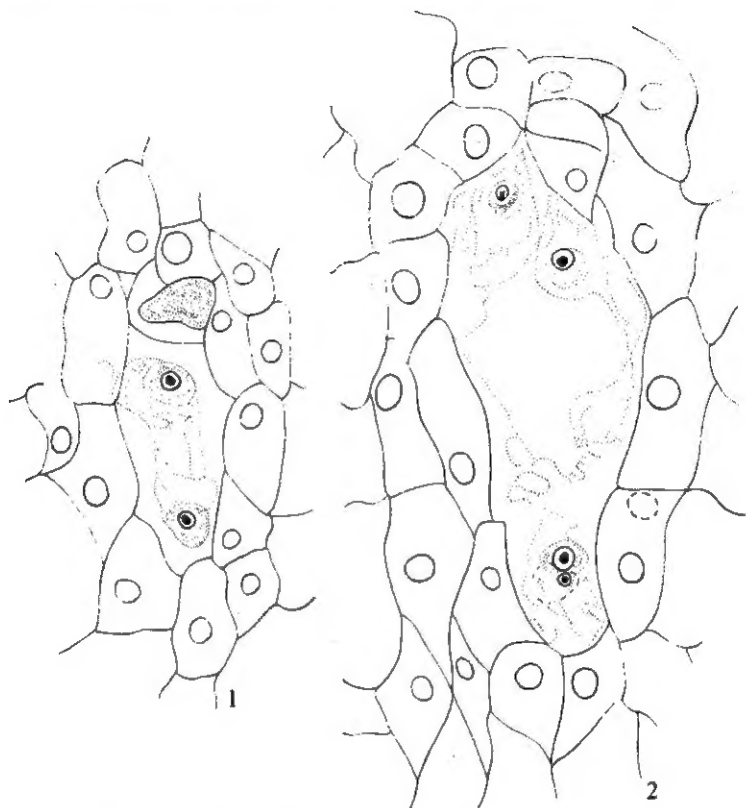


图 2 1—2. 领春木的胚囊纵切 $\times 750$ 1. 胚囊 2 核期; 2. 胚囊 4 核期
Fig. 2 1—2. LS of *Euptelea pleiospermum* Hook. f. et Thoms., $\times 750$ 1. A two-nucleate embryo sac; 2. A four-nucleate embryo sac

领春木成熟胚囊为卵形,长 $75.0-87.5\mu\text{m}$,宽 $37.5-62.5\mu\text{m}$ 。卵细胞位于胚囊珠孔端稍靠一侧,细胞核位于细胞质区的边缘,合点端具三个大液泡(图版 2:18)。助细胞位于胚囊顶端,细胞质集中在细胞的珠孔端,合点端有一个大液泡(图版 2:17)。中央细胞具一大液泡,二极核在受精前靠近但不融合,位于中央细胞中下部,细胞质集中在核的周围(图版 2:17)。三个反足细胞近梨形,通常具单核仁,偶见 2 核仁(图版 2:19)。由于典型的蓼型胚囊是由线形排列的四分体大孢子中合点端的 1 个大孢子发育而来,而领春木则是第三个大孢子发育成为胚囊,因此我们认为领春木应属稍有变异的单孢子蓼型胚囊(图 1:6)。

值得提出的是,助细胞靠近珠孔端内侧壁明显增厚,成开展的二歧状,下缘具波状圆齿,这可能是助细胞上的丝状器(图版 2:18; 图 1:6)。

讨 论 和 结 论

Smith (1945, 1946), Chrlotte 和 Bailey (1946) 从外部形态和内部结构上把领春木属 *Euptelea* 和昆栏树属 *Trochodendron*, 水青树属 *Tetracentron* 进行了比较研究, 支持分为三个独立的科。但是一些近代系统学家对它们的分类等级和系统位置仍持有分歧意见。

Hutchinson (1973) 把 *Euptelea* 作为昆栏树科 *Trochodendraceae* 的一个属, 置于木兰目 *Magnoliales*; Cronquist (1981)、Thorne (1983) 和 Dahlgren (1983) 作为一个科 *Eupteleaceae*, 分别置于金缕梅目 *Hamamelidales* 和连香树目 *Ceridiphyllales*; 王伏雄等 (1984), 根据孢粉学的特征, 支持 Cronquist 的观点, 认为作为一个独立的科放在金缕梅目比较合适。Stebbins 1974, (cf. Heywood, 1985), Takhtajan (1980, 1987), 把它提升为目, 同置于金缕梅亚纲 *Hamamelidae*。

领春木属共 2 种, 本文报道的国产领春木 *E. pleiospermum* 的染色体数目与 Sugiura (1931), Whitaker (1933) 报道的产日本的 *E. plyandra* 是一致的, 即 $n=14$, $2n=28$ (图版 1: 1, 2)。与它们相近的属 (科) 昆栏树科 ($n=20$, $2n=40$)、水青树科 ($2n=(46 \text{ 或 } 48)$) (Cronquist, 1981) 相比, 从染色体数目看, 它们的差别也很大, 我们支持独立成科的观点。

领春木胚珠倒生、二层珠被、厚珠心等性状, 与 Davis (1966) 报道是一致的。腺质绒毡层, 绒毡层细胞具 2—4 核, 小孢子母细胞减数分裂时胞质分裂为同时型, 小孢子四分体排列以四面体为主, 2 细胞花粉 (图版 1: 4, 5, 6, 9, 10), 大孢子四分体线形排列, 珠孔端第三个大孢子为具功能细胞, 成熟胚囊为单孢子蓼型胚囊, 助细胞丝状器聚集成开展的二歧状 (图版 2: 4, 7, 8, 9; 图 1: 4, 6) 等均为第一次报道, 为讨论领春木科的系统关系提供了资料。由于邻近科的胚胎学资料缺乏, 难于进行胚胎学性状的比较, 有待于进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Chrlotte, G. N. and Bailey, I. W. 1946: Morphology of *Euptelea* and Comparison with *Trochodendron*. *Jour. Arn. Arb.* 27(2): 186—191.
- [2] Cronquist, A. 1981: An Integrated System of Classification of Flowering Plants. p. 163—169. Columbia Univ. Press, New York.
- [3] Dahlgren, R. 1983: General Aspects of Angiosperm Evolution and Marcosystematics. in Ehrendorfer, F. and Dahlgren, R. (eds.): New Evidence of Relationships and Modern Systems of the Angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 144.
- [4] Davis, G. A. 1966: Systematic Embryology of the Angiosperms p. 264. New York. London. Sydeney.
- [5] Heywood, V. H. 1985: Flowering Plants of the World. p. 13—15. Croom Helm, London & Sydney.
- [6] Hutchinson, J. 1973: The Families of Flowering Plants p. 135, 164. Oxford Uni. Press.
- [7] Smith, A. C. 1945: A taxonomy review of *trochodendron* and *tetracentron*. *Jour. Arn. Arb.* 26(2): 139—141.
- [8] —, 1946: A taxonomic review of *euptelea*. *Jour. Arn. Arb.* 27(2): 185.
- [9] Sugiura, T. 1931: A list of chorosome numbers in angiospermous plants. *Bot. Mag. (Tokyo)* 45, 535: 355.
- [10] Thorne, R. F. 1983: Proposed New Realignment in the Angiosperms. in Ehrendorfer, F. and Dahlgren, R. (eds.): New Evidence of Relationships and Modern Systems of Classification of the Angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 106.
- [11] Takhtajan, A. 1980: Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 263, 350.

- [12] ———, 1987: *Systema Magnoliophytorum* p. 69—70. Leninopoli Officina Editoria «Наука».
- [13] Wang Fu-hsiung, Chien Nan-fang and Zhang Yu-long, 1984: A study on the pollen morphology in trochodendron, tetracentron and euptelea. *Acta Phytotax. Sin.* 22(6): 458.
- [14] Whitaker, T. W. 1933a: Chromosome number and relationship in the magnoliales. *Jour. Arn. Arb.* 14, 4: 377. 380, Pl. 80, fig. 9.

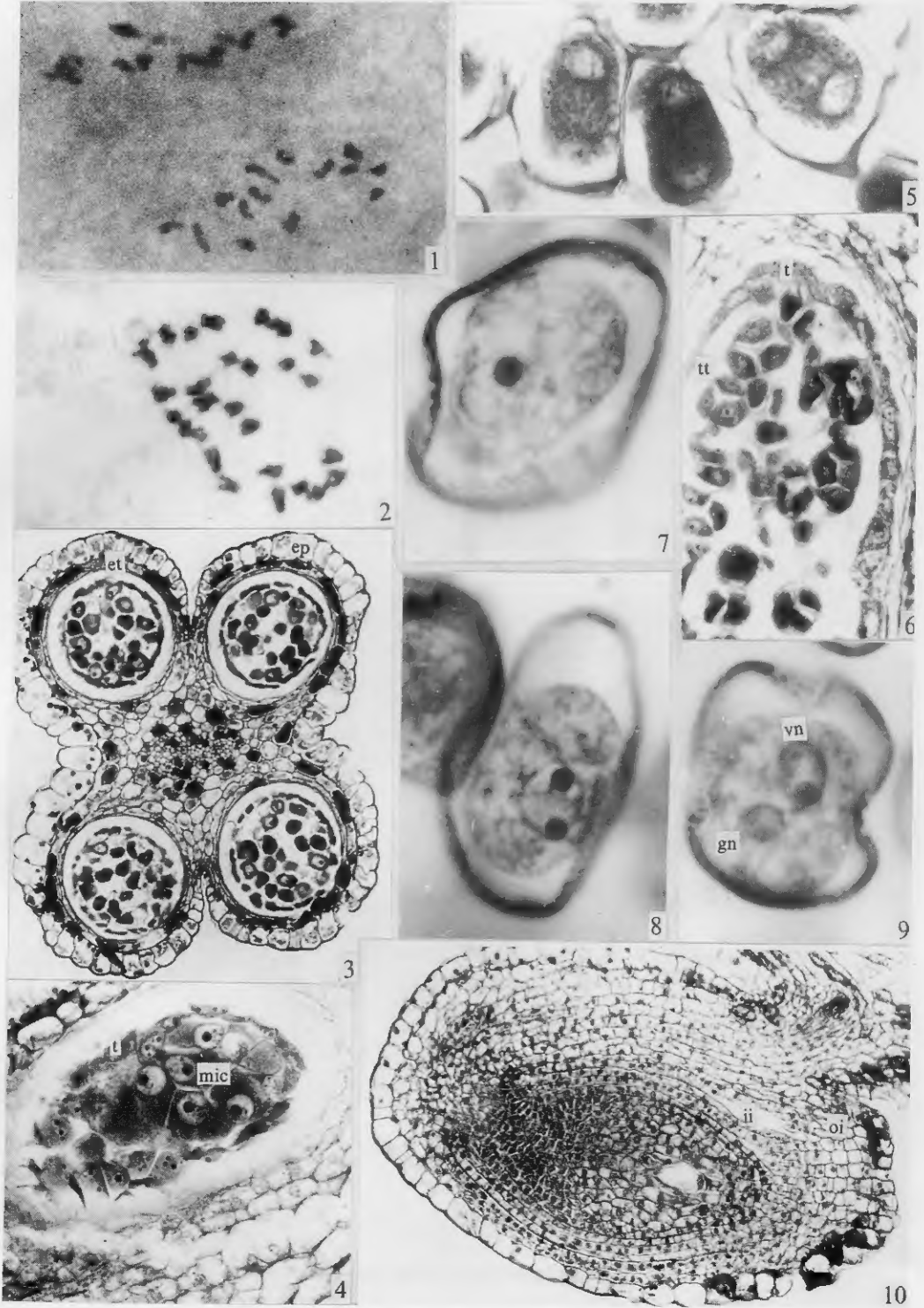
图版说明 Explanation of plates

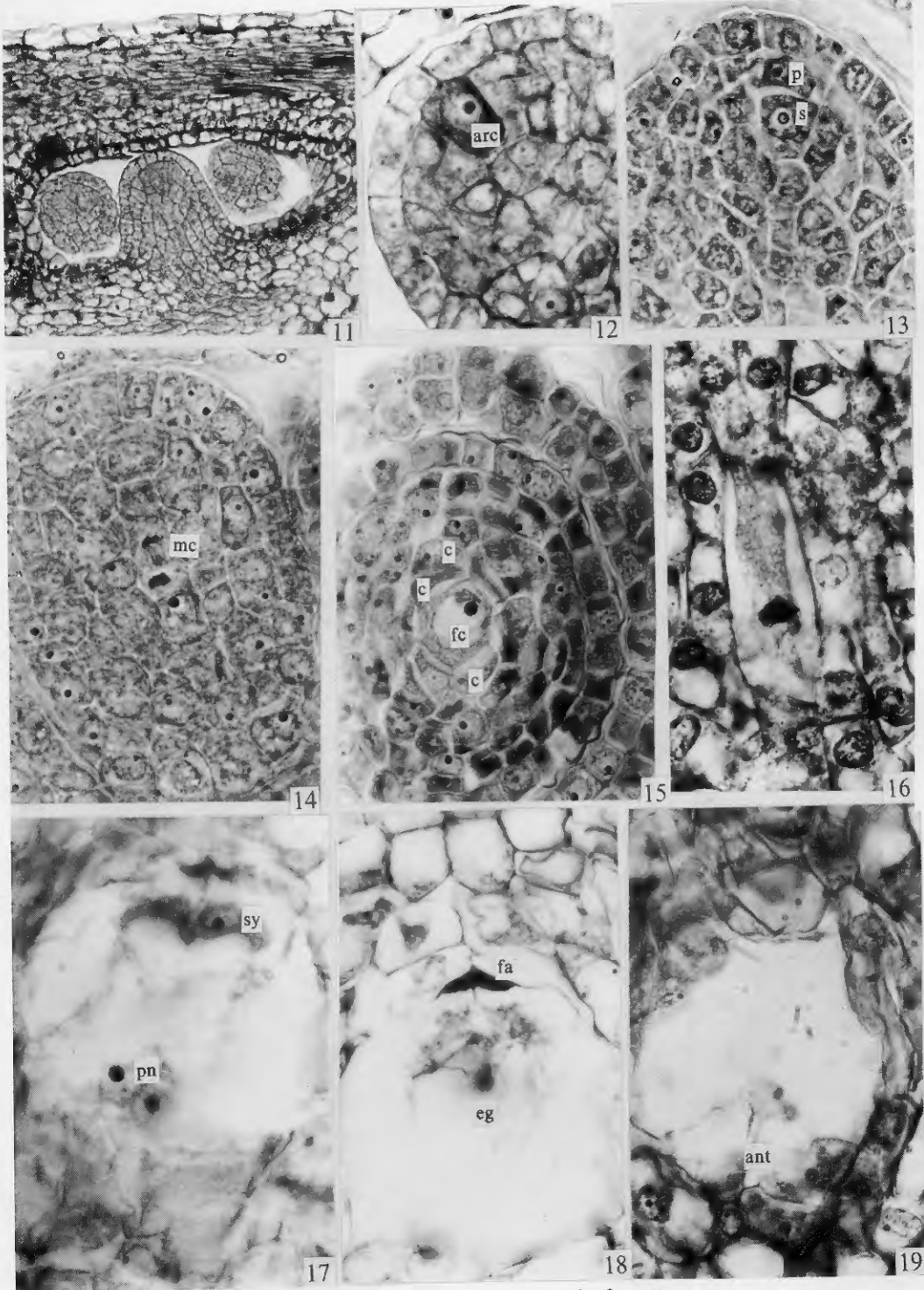
图版 1 1—2. 染色体数目 1. 小孢子母细胞减数分裂后期 I, 示染色体数目 ($n=14$) $\times 2400$; 2. 叶芽有丝分裂中期染色体数目 ($2n=28$) $\times 1920$. 3—9. 小孢子的形成与发育 3. 花药横切, 示四个小孢子囊、表皮(ep)、药室内壁(et) $\times 128$; 4. 花药横切, 示绒毡层细胞(t)和小孢子母细胞(mic) $\times 320$; 5. 花药横切, 示小孢子母细胞减数分裂 I 后的胞质分裂为同时型 $\times 800$; 6. 花药纵切, 示小孢子四分体排列成四面体形(tt) $\times 320$; 7. 小孢子具 1 核 $\times 1600$; 8. 小孢子具均等的 2 核仁 $\times 1600$; 9. 2 细胞花粉 $\times 1600$. 10. 胚珠纵切, 示倒生胚珠、外珠被(Oi)和内珠被(ii) $\times 160$.

图版 2 11. 心皮纵切, 示三个胚珠 $\times 200$. 12—15. 胚珠纵切 12. 示孢原细胞(arc) $\times 800$; 13. 示周缘细胞(p)和初生造孢细胞(s) $\times 800$; 14. 大孢子母细胞(mc)减数分裂 I 末期 $\times 800$; 15. 示功能性大孢子(fc) $\times 640$. 16—19. 胚囊纵切; 16. 示胚囊 1 核期 $\times 800$; 17. 示 2 助细胞(sy)、2 极核(pn)和丝状器(fa) $\times 800$; 18. 示卵细胞(eg)和丝状器(fa) $\times 800$; 19. 示三个反足细胞(ant) $\times 800$.

Plate 1 Chromosome number (1—2), formation and development of microspore (3—9) and ovule (10) of *Euptelea pleiospermum* Hook. f. et Thoms. 1. AI in PMC, showing $n=14 \times 2400$; 2. Mitosis in leaf bud, showing $2n=28 \times 1920$; 3. Transverse section (TS) of an older tetrasporangiate, anther, showing collapsed middle layers, epidermis(ep), endothecium(et) $\times 128$; 4. TS of anther showing 2—4—nucleate tapetal cells (t), microspore mother cells (mic) $\times 320$; 5. TS of anther showing simultaneous cytokinesis in microspore mother cells $\times 800$; 6. Longitudinal section (LS) of mature anther, showing glandular tapetum (t), tetrahedral tetrad (tt) $\times 320$; 7. Uninucleate microspore $\times 1600$; 8. Equally binucleate microspore $\times 1600$; 9. A two-celled pollen grain, showing a larger vegetative nucleus (vn) and a smaller generative one (gn) $\times 1600$; 10. LS of older anatropous ovule, showing 3—cells thick outer integument (oi), and 2—cells thick inner integument (ii) $\times 160$.

Plate 2 Megasporogenesis and embryo sac type in *Euptelea pleiospermum* Hook. f. et Thoms. 11. LS of carpel, showing three ovules $\times 200$; 12—15. LS of young ovule: 12. Archisporial cell (arc) stage. $\times 800$; 13. Primary parietal cell (p) and primary sporogenous cell (s) $\times 800$; 14. Telophase of meiosis I in megaspore mother cell (mc) $\times 800$; 15. Megaspore(c) tetrad stage, showing the functional micropylar third megaspore (fc) $\times 640$; 16—19. LS of embryo sac: 16. Uninucleate embryo sac $\times 800$; 17. A mature embryo sac consisting of two synergids (sy) with filiform apparatus (fa) and two polar nuclei (pn) $\times 800$; 18. A mature embryo sac, showing egg (eg) and filiform apparatus (fa) $\times 800$; 19. A mature embryo sac, showing three antiodal cells (ant) $\times 800$.





See explanations at the end of text